Zur Morphologie und Anatomie von Hydrostachys natalensis Wedd.

von

Ing. **H. Schloss.**

(Mit 4 Tafeln und 10 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Mai 1913.)

Zu den interessantesten Typen der indo-afrikanischen Flora gehört jedenfalls die Gattung *Hydrostachys*.[1] Die Verwandtschaft derselben mit den Podostemonaceen ist seit lange erkannt, sie wurde bis vor kurzem geradezu als Vertreterin einer eigenen Unterfamilie zu den Podostemonaceen gestellt. Erst 1890 hat Warming insbesondere mit Rücksicht auf die wesentlich verschiedenen Blütenverhältnisse die Gattung von den Podostemonaceen abgetrennt und zum Repräsentanten

---

[1] Die erste entdeckte Art *Hydrostachys imbricata*, β *Thouarsiana* Tul wird von Du Petit Thouars, Paris 1806, kurz beschrieben.

In »Icones selectae plantarum« von De Lessert, Paris 1837, gibt Adr. Jussieu kurze Erstbeschreibungen mit Tafeln von vier Arten.

Eingehender befaßt sich Tulasne in »Podostemacearum Monographia« in Archives du Mus. d'hist. nat., VI, Paris 1851, mit sechs Arten.

In De Candolle's »Prodromus systematis universalis«, Paris 1873, XVII, p. 86, befindet sich Weddell's Erstbeschreibung vorliegender Art.

Warming in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, 1890, III, 2 *a*, p. 22.

Warming bringt in Kgl. Danske Videnske Selsk. Skr., Ser. VII, 1891, die eingehendste Untersuchung (über *H. imbricata* Tul.).

Mehrere neue Arten werden beschrieben:

Engler, *Hydrostachydaceae africanae* in Botan. Jahrb., XX, 1895 und XXVIII, 1901.

Warming in Kgl. Danske Videnske Selsk. Skr., 6. Ser., IX, 1899.

A. Engler und E. Gilg in Sonderabdruck der Kunene-Sambesi-Expedition, p. 241.

einer eigenen Familie, der *Hydrostachyaceae*, gemacht. Warming verdanken wir auch die eingehendste Kenntnis über den morphologischen und anatomischen Bau, gewonnen durch Untersuchung der *Hydrostachys imbricata* Tul. Die Gelegenheit, eine zweite Art, nämlich *Hydrostachys natalensis* Wedd. zu bearbeiten, war die Veranlassung zu nachstehender Untersuchung, die in vieler Hinsicht die Ergebnisse der Warmingschen Arbeit nur bestätigte, aber auch manche neue Tatsache feststellen konnte.

Das Material, das ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, hat Herr Konservator Josef Brunnthaler in Lions River bei Littgeton, Natal, Südafrika im Dezember 1909 gesammelt. Die Pflanze kommt dort ausschließlich in Wasserfällen der Gebirgsbäche nur an wenigen Fundstellen vor, doch sind dann größere Strecken des felsigen Bachgrundes mit dichten Beständen dieser *Hydrostachys*-Art bedeckt. Sie ist vollkommen submers und scheint an Stellen niedrigen Wasserstandes, also längere Zeit an der Luft, schlecht fortzukommen. Damit, daß durch ihre Lebensweise eine Fortpflanzung durch Samen nicht immer gewährleistet ist, dürfte die starke Vermehrung, beziehungsweise Fortpflanzung durch vegetative Sprossung im Zusammenhang stehen.

Leider habe ich keine Gelegenheit gehabt, Blüten zu untersuchen. Da die Pflanze im Dezember gesammelt wurde und im Mai zur Blüte kommt, wie Herr Brunnthaler erst nachträglich erfuhr, habe ich leider keine blühenden Pflanzen bekommen und ich konnte daher auch nicht von ihm über verschiedene interessante blütenbiologische Details Aufschluß erhalten; insbesondere der Bau der Samenanlagen und die Embryogenie von *Hydrostachys* wäre von besonderem Interesse, da sich daraus wichtige Schlüsse auf die Beziehungen zu den Podostemonaceen ziehen ließen. Ich konnte daher nur eine Beschreibung der vegetativen Organe geben.

I. Morphologie des Blattes.

Von einem kurzen, fleischigen und unregelmäßig klumpigen Stengel (Caulom) strahlen nach unten und nach den Seiten die Wurzeln aus, nach oben zu, andrerseits aber scheinbar auch

zwischen den Wurzeln heraus an der Seite des Cauloms, die Blätter. Am Grunde eines jeden Blattes befinden sich immer zwei scheidenartig miteinander verwachsene Nebenblätter, die mit dem untersten Stück der Blattrhachis verwachsen dütenartig das nächstjüngere Blatt überwölben (Textfig. 1 bis 3). Die Laubblätter variieren sehr nach Größe und Form. Während die Primärblätter, wenigstens die an den wurzelbürtigen Sprossen stehenden, etwa 6 bis 8 *mm* lange Gebilde sind, die unverzweigt einige wenige Emergenzen mehr weniger zweizeilig tragen, erreichen die Laubblätter der vollkommen entwickelten Pflanze eine Länge von 35 *cm*, eine Breite von 8 *cm*, sind ein- bis zweifach gefiedert bei streng zweizeiliger Anordnung der Fieder, deren Länge nach der Spitze zu abnimmt. Zwischen den Primärblättern (Niederblättern) und den morphologisch kompliziert gebauten Laubblättern gibt es eine Anzahl von Übergangsformen (Taf. I, Fig. 1 bis 3). Die allerjüngsten Blätter sind einfache Lappen mit kleinem Einschnitt (dem Teile, der dem späteren Nebenblatt entspricht). Derartige Blattgebilde umgeben den Vegetationspunkt (Taf. III, Fig. 7). Die nächste Stufe in der Entwicklung bilden die eben erwähnten Primärblätter mit zweizeiliger Anordnung einiger Emergenzen. Hierauf folgen noch kleine Blätter — etwa 1 bis 2 *cm* lang —, bei denen die Emergenzen bereits rings um die Blattspindel verteilt sind (Taf. I, Fig. 2, 3). Dann kommen Blätter, die die ersten streng zweizeiligen Fiederungsanlagen aufweisen. Solche Blätter haben bereits eine Länge von 4 bis 5 *cm*. Sie sind die ersten eigentlichen Laubblätter, da sie genau so gebaut sind wie die der entwickelten Pflanze. Die ausgewachsenen Laubblätter der vollkommen entwickelten Pflanze bestehen aus dem 10 bis 15 *cm* langen und 4 bis 6 *mm* dicken Blattstiel und der etwa 20 *cm* langen Blattspreite. Große Blätter sind vollkommen zweifach gefiedert, wobei die Fieder erster Ordnung streng zweizeilig angeordnet etwa 3 bis 4 *cm* lang sind. Kleinere Blätter zeigen nur einfache Fiederung. Die Fieder

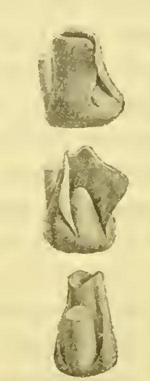


Fig. 1 bis 3. Schema der Blattanlage.

stehen in ungleicher Anzahl und in unbestimmt dichter Anordnung zu beiden Seiten der Blattspindel, so daß zwischen solchen Blattfiedern öfters Lücken vorhanden sind. Bei den Fiedern zweiter Ordnung kann von einer zeiligen Anordnung nicht mehr gesprochen werden, wenn auch die Insertionsstellen nicht immer über den ganzen Umfang der höher geordneten Fieder verteilt sind und die Fieder zweiter Ordnung sich mehr weniger in derselben Ebene ausbreiten wie die der ersten Ordnung. Dadurch erhält das Blatt eine farnblattähnliche Struktur, eine Abflachung, infolge der man füglich von einer Ober- und Unterseite des Blattes sprechen könnte, doch ist anatomisch und auch morphologisch eine Unterscheidung der beiden Seiten unmöglich. Bei flüchtiger Betrachtung macht das Blatt den Eindruck weiterer Teilung, da die Fieder mit kleinen, blättchenartigen Gebilden besetzt sind, dies sind aber nichts anderes als Emergenzen, die hier lange, zylindrische Form haben, oft aber auch kamm- bis geweihartig sind (Taf. I, Fig. 5 bis 13). Die Emergenzen bedecken im übrigen das ganze Laubblatt, variieren sehr in Form; die Größe ist fast konstant, sie sind etwa $1\frac{1}{2}$ bis 2 *mm* lang. Am Grunde und in der Mitte des Blattstieles sind die Emergenzen breitkugelige Wärzchen (Taf. II, Fig. 8, 9), die unregelmäßig verstreut, bald so dicht beieinander, daß zwei miteinander verschmelzen, bald einzeln stehen.

In der Nähe des Fiederbeginnes kommt es jedoch zu einer Formänderung: aus den breit-halbkugeligen Warzen werden allmählich längliche, abgeflachte Gebilde, die gegen oben zu eine Art Löffelform annehmen, hie und da eingeschnitten (Taf. I, Fig. 5, 6). Das sind Übergangsformen zu den Emergenzen, die an der Blattspindel und an den Spindeln der Fieder erster Ordnung zwischen den Fiedern an der scheinbaren Ober- und Unterseite sitzen. Hier sind sie oft handförmig gespalten mit länglich abgeplatteten, zugespitzten Lappen (Taf. I, Fig. 7 bis 10). Gegen die Spitze des Blattes zu werden die Emergenzen immer schmäler (Taf. I, Fig. 11 bis 13). Sie sind meist (aber nicht immer) in schmale Zipfel geteilt.

Regelmäßig und immer vorhanden sowohl an den jungen Blättern als an jungen, noch nicht entwickelten Fiedern erster

Ordnung sind besonders große endständige Emergenzen (Taf. III, Fig. 1 bis 3, auch Taf. IV, Fig. 1). Bereits bei den noch unausgebildeten jüngsten Blattanlagen des Wurzelsprosses sind diese Emergenzen zu erkennen. Sie haben immer eine rundliche, eiförmig bis elliptische Gestalt und sind immer im Gegensatz zu den anderen seitlichen Emergenzen abgestumpft. Am Grunde dieser Endemergenzen befindet sich ein feinmaschiges, inhaltsreiches Meristemgewebe (Textfig. 4), das dem Längenwachstum des Laubblattes dient.

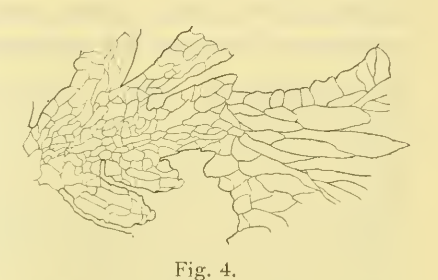


Fig. 4.
Meristemgewebe am Grunde der Endemergenz.

Eigenartig sind gewisse mit Stachelspitze versehene Emergenzen (Taf. III, Fig. 3, und Taf. IV, Fig. 2, und Textfig. 5), die zuweilen an der Rhachis des Laubblattes und an der Spindel der Primärfiedern sitzen. Sie kommen nicht gerade selten vor, doch nicht genug und viel zu unregelmäßig verteilt, als daß man sie als Schutzgebilde für später zu bildende Organe ansehen könnte. Derart ausgestattete Emergenzen sind immer zylindrisch und zeigen nie Verzweigung. Den Bau der Stachelspitzen werde ich weiter unten besprechen.

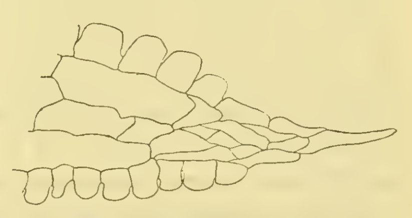


Fig. 5.
Stachelspitze einer Emergenz.

Nicht ohneweiters ist es klar, daß die großen, von mir »Laubblätter« genannten Organe wirklich Blätter sind. Es sei diesbezüglich nur auf so manche Streitfrage hingewiesen, die sich auf Assimilationsorgane von Wasserpflanzen bezieht. Es könnte auch an Sproßbildungen gedacht werden. Wenn das der Fall wäre, dann würden »die Emergenzen« als die zu Schuppenform reduzierten Blätter gedeutet werden können, was ja infolge der eigentümlichen Lebensverhältnisse, die die Auflösung der Assimilationsorgane der Pflanze in feinste Teilchen erfordern, nicht

unmöglich wäre. Dagegen sprechen jedoch mehrere gewichtige Gründe.

1. Vor allem haben die »Laubblätter« genannten Organe am Grunde Blattgebilde, die so regelmäßig auftreten, eine so gleiche Gestalt haben und eine so bestimmte Funktion besitzen, daß sie nur als Nebenblätter gedeutet werden können. Schon zu einem Zeitpunkt, wo man noch nicht ein eigentliches Blatt unterscheiden kann, sieht man die keulenförmigen, ungegliederten Massen der Blattanlagen von häutigen Gebilden umschlossen, die man in Querschnitten als spiralige, die jungen Blattanlagen vollkommen umhüllende Blattgebilde erkennt (Taf. III, Fig. 4). In Textfig. 1 bis 3 sind diese Blattgebilde etwas schematisiert dargestellt. Diese Nebenblätter aber erweisen sich als Verwachsungsprodukt von je zweien. Es zeigen sich in eben diesem Jugendstadium zwei auffällig vorgeschobene Kanten, die je an einer Seite des morphologisch höheren Blattes fest angewachsen sind. In jeder dieser Kanten oder Grate liegt etwas exzentrisch ein Leitbündel. Im erwachsenen Zustand zeigt das Nebenblattpaar ebenfalls noch diese zwei Grate, die zum älteren Blatt hin verlaufen. Das Nebenblätterpaar schließt mit dem Spreitenteil das nächstjüngere Laubblatt ein (Textfig. 1 bis 3). Es hat also dieselbe Schutzfunktion wie sonst so oft die Nebenblätter. Diese sind häutige Bildungen, die im Gegensatz zu den Laubblättern keinerlei Oberflächenskulptur, also auch keine Emergenzen besitzen. Die Epidermis ist auch anders beschaffen als die der Laubblätter; sie ist glatt, es gibt keine tonnenförmig vorgewölbten Epidermiszellen. Das Mesophyll besteht aus einem lockeren, weitmaschigen Parenchym. Die Inhaltsstoffe der Laubblätter: Chlorophyll und Stärkekörner habe ich nicht finden können, dagegen wohl Calcium-Oxalatdrusen. Es scheint also, daß die Nebenblätter nur eine einzige Funktion haben, nämlich die des Schutzes der jungen Blätter. Daß Nebenblätter vorhanden sind, ergibt eine neue Stütze für die Verwandtschaft der Hydrostachyaceen mit den Podostemonaceen.

2. Ein anderer Grund, der es wahrscheinlich macht, daß die »Emergenzen« nicht Blattgebilde sind, ist deren vollkommen regellose Verteilung über die ganzen Assimilationsorgane. Ich

konnte nicht die leiseste Andeutung einer bestimmten Stellung für sie finden. Am Blattstiel sind sie derartig unregelmäßig verteilt, daß es Stellen von mehreren Millimetern Länge ohne irgendeine Emergenz gibt und wieder andere, wo mehrere Emergenzen unmittelbar neben- und aneinander liegen (Taf. II, Fig. 9). In der Zone der Fiederung wieder liegen sie meist dicht — öfters dachziegelartig — beieinander, und doch kommen zwischen ihnen kleine Lücken vor; auch hier kann eine bestimmte Stellung nicht konstatiert werden.

3. Am meisten weichen aber diese »Emergenzen« genannten Gebilde durch ihre Beziehungen zu den Verzweigungen der Blätter von Blattgebilden ab. Die Organe, die ich »Laubblätter« genannt habe, bilden in der Jugend erst jene Emergenzen aus, die, wenn die Blätter ausgewachsen sind, gleichmäßig am ganzen Umfang der Blattspindel stehen (Taf. II, Fig. 7, und Taf. III, Fig. 3). Sobald diese Primäremergenzen ausgebildet sind, erst dann entwickeln sich die Fiederungen erster Ordnung. Wenn nun die »Emergenzen« echte Blätter wären, müßten wohl die Fieder, die, wie gezeigt, nur nach zwei Richtungen hin sich ausbreiten, in den Achseln der oder jener »Primäremergenz« stehen, wenn ihnen Sproßcharakter zukäme. Die Fiederungen erster Ordnung sitzen nun deutlich zwischen den Emergenzen, und ich konnte durch nichts eine Andeutung finden, daß die Stellung der Emergenzen, etwa durch ungleiches Wachstum der Spindel, von den gestützten Fiedern sich geändert hätte.

Eben dieser Gründe wegen glaube ich, die Folgerung ziehen zu dürfen, daß jenes vielfach geteilte große Assimilationsorgan ein echtes Laubblatt ist, daß dessen feingeteilte Elemente letzter Ordnung Emergenzen sind. Emergenzen und nicht etwa Trichome sind sie deswegen, da sie aus Grundgewebe bestehen und ein Leitbündel enthalten.

Diese Deutung steht mit der Auffassung Warming's im Einklang und stimmt auch mit der angenommenen Verwandtschaft mit den Podostemonaceen, wo derartige Emergenzen auch auf den Blättern einzelner Arten vorkommen (z. B. bei *Mourera aspera*).

II. Anatomie des Blattes.

Die Blätter von *Hydrostachys natalensis* zeigen, anatomisch untersucht, im großen und ganzen viel Ähnlichkeit mit denen von *Hydrostachys imbricata*, die Warming eingehend beschrieben hat.

Der Blattstiel ist ein zylindrischer Körper, der in seiner Mitte einen größeren Zentralstrang birgt, um den herum, ohne bestimmte Ordnung, zahlreiche kleinere Leitbündel zerstreut liegen (Taf. II, Fig. 8, 9). Diese Bündel sind in ein Parenchymgewebe gebettet, das aus großen dünnwandigen Zellen besteht.

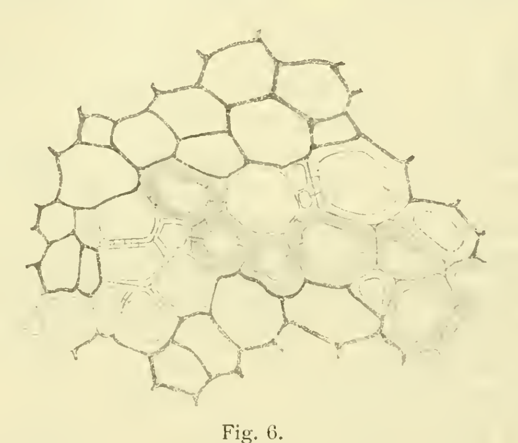


Fig. 6.
Teil eines Stereidenringes im Stamm.

Die Leitbündel selbst bestehen aus langgestreckten, dünnwandigen Elementen und sind ausschließlich aus schwachverholztem Hadromteil gebildet. Ring- und Schraubengefäße sind nur im Jugendstadium vorhanden, mit zunehmendem Alter verschwinden diese Wandverdickungen und es kommt zu jenen schizogenen Hohlräumen, die Warming in Fig. 4 *C* seiner Arbeit abbildet.[1] Trotzdem große Beanspruchungen durch die Wasserströmung gestellt werden, scheinen beim

[1] Diese Abbildung bezieht sich auf einen Querschnitt durch das Leitbündel der Wurzel. Da ich bei der von mir untersuchten Pflanze dasselbe Bild auch im Blattstiel fand, so kann ich ohneweiters diese Figur als Beleg anführen.

Blattstiel collenchymartige Wandverdickungen die einzigen mechanischen Aussteifungen des Gefäßbündels zu sein. Nur bei den ältesten Blattstielen, die bereits oberwärts abgestorben sind, innerhalb des knolligen Cauloms, treten peripherisch Stereidenringe auf, bestehend aus polyedrischen, geschichteten Elementen, die, stark verholzt, von Plasmodesmen und einfachen Tüpfeln durchbrochen sind (Textfig. 6). Siebröhren sind in keinem Organ der Pflanze zu finden. Der Zentralstrang dient ausschließlich zur Versorgung der Fiedern und ist daher immer entsprechend der zweizeiligen Anordnung der letzteren auch nach den zwei Richtungen ausgebildet (Taf. II, Fig. 7, Taf. III, Fig. 3, Taf. IV, Fig. 1). Diese eigentümliche Gestaltung ist schon bei den jüngsten Blättern zu beobachten, bevor noch irgendeine Andeutung von Fiedern vorhanden ist. Demgegenüber haben die kleinen Leitbündel, die ungeordnet über die ganze Fläche des Blattstielquerschnittes verteilt sind, den Zweck, die Emergenzen mit den nötigen Nahrungsstoffen zu versehen (Taf. II, Fig. 6, 7, Taf. III, Fig. 3). Sie sind noch einfacher gebaut als jene und bestehen nur aus einigen wenigen collenchymatischen, langgestreckten Elementen. Untereinander und auch mit dem Zentralstrang haben sie keinen Zusammenhang, bilden keine Verzweigungen, sondern sie reichen ungeteilt vom Grunde des Stiels bis in den Spreitenteil des Blattes. Mit jedem dieser kleinen Leitbündel stehen immer mehrere Emergenzen durch je einen abzweigenden Strang in Kommunikation. Analog dem Zentralstrang sind auch diese seitlichen Stränge bereits angelegt, bevor die jungen Blätter noch ihre Emergenzen entwickeln.

Die Spindel der Fieder erster (beziehungsweise bei starken Blättern auch zweiter) Ordnung besitzen nur ein Leitbündel, von denen die Stränge kammförmig abzweigen. Seitliche Leitbündel, die nur mit den auch hier zahlreichen Emergenzen in Verbindung stehen wie bei der Hauptspindel, gibt es nicht.

Die Emergenzen selbst, die des Blattstieles, der Spindel und der Fiederungen sind abgesehen von ihren Formen durchwegs gleich gebaut. Sie bestehen aus ähnlich fleischigem Grundgewebe wie der Blattstiel, umgeben von den eigentümlich geformten Epidermiszellen (Textfig. 5, 7). Die Wände der

letzteren bestehen wie das übrige Gewebe aus Zellulose; die Epidermiswände selbst sind unverdickt und nicht cutinisiert. Die Epidermiszellen sind stark tonnenförmig vorgewölbt, stoßen untereinander nur mit einem kurzen Fußteil aneinander. Die Wölbungen der einzelnen Epidermiszellen sind meist frei und berühren nur selten die der Nachbarzellen; dadurch wird eine Vergrößerung der Oberfläche erreicht, was deswegen von Wichtigkeit ist, weil die Epidermisschicht zugleich als Assimilationsschicht dient. Sie allein (im Gegensatz zu *Hydrostachys imbricata*) sind mit Chlorophyllkörnern prall angefüllt und plasmareich, während die tieferliegenden Parenchymzellen sehr wenig Plasma und gar kein Chlorophyll führen. Die Emergenzen sind der Länge nach bis zur Spitze von einem aus langgestreckten Elementen bestehenden Leitstrang durchzogen, der bei manchen Emergenzen, über die an dieser Stelle etwas umgeformten Epidermiszellen hinausragend, in eine scharfe Stachelspitze übergeht (Textfig. 5). Welchem Zwecke diese Spitze dient und unter welchen Umständen sie zur Ausbildung kommt, ist mir nicht klar. Bereits mehrmals habe ich der großen, niemals verzweigten Endemergenz Erwähnung getan, die auch Warming bei *Hydrostachys imbricata* bemerkt hat; allerdings mit einer Einschränkung: »manchmal sieht man . . . eine größere, endständige Emergenz«. Warming scheint dieser Beobachtung keine Bedeutung beizulegen; immerhin bildet er eine solche Emergenz ab (Fig. 3 *B*). Daß diesen Emergenzen größere Wichtigkeit beizumessen ist. werde ich späterhin darzulegen versuchen. Der innere Bau derselben ist vollkommen identisch mit dem der seitenständigen. Die Emergenzen überhaupt dienen ausschließlich zur Oberflächenvergrößerung des Blattes, um einerseits die der Assimilation dienende Fläche möglichst ausgedehnt zu gestalten, andrerseits sind sie hervorragend geeignet, der Stoßkraft des Wassers infolge ihrer

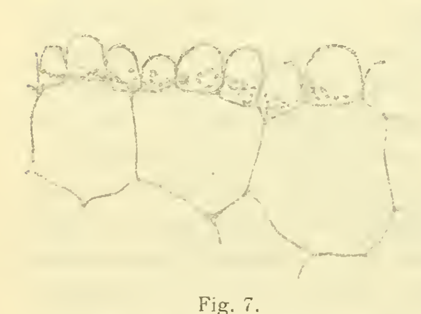


Fig. 7.
Epidermiszellen einer Emergenz.

Schlaffheit leicht und ohne Schaden zu nehmen, nachgeben zu können, viel besser, als wie dies einer ungeteilten Blattspreite möglich wäre.

Die Epidermiszellen des Blattstiels sind genau so bebeschaffen wie die der Emergenzen, haben auch dieselben Inhaltskörper. Spaltöffnungen sind, wie leicht erklärlich, nirgends vorhanden. Im Gegensatz zu Warming konnte ich im Parenchym des Stieles und auch in dem aller anderen Organe viel Stärke nachweisen, ja, manche Partien, besonders bei älteren, dicken Stengeln, waren derartig dicht angefüllt, als würden die großen Parenchymzellen als Vorratsbehälter dieser wichtigen Substanz dienen. Kalkoxalat in Krystalldrusen ist in der Pflanze als Inhaltskörper sehr verbreitet; schon in den jungen Blattanlagen sind diese Drusen häufig zu sehen. Besonders dicht und zahlreich vorhanden sind sie aber im Blattstiel und in der Blattspindel, weniger im Grundgewebe, doch besonders häufig die Leitbündel umgebend (Taf. II, Fig. 8, 9, Taf. III, Fig. 3). Sie sind da in Zeilen derartig dicht abgelagert, daß es nur wenige dem Leitbündel anliegende Parenchymzellen gibt, die keine Drusen führen. Dadurch erhält man am Querschnitt den Eindruck, als wären die Leitbündel von Krystallscheiden umgeben. Ob diese krystallscheidenähnlichen Partien mechanischen Zwecken dienen (etwa dem Bündel gegen seitlichen Druck Schutz zu gewähren), möchte ich dahingestellt sein lassen, da die Drusen mit zahlreichen kleinen, aber sehr scharfen Spitzen ausgestattet sind.

Das Wachstum des Blattes scheint mir besonders interessant, vor allem durch den merkwürdigen Vorgang, den ich intercalares Endwachstum nennen möchte. Sowohl die Blattspindel als auch die Primärfiedern tragen jene früher genannten, großen endständigen Emergenzen, welche mit dem Wachstum des Blattes im innigsten Zusammenhang stehen. Sie sind im Gegensatz zu den seitenständigen immer unverzweigt, von oval-elliptischer Form, entspringen sie keulig aus verschmälerter Basis der Spindel. Diese Basis der Emergenz besteht aus einem feinmaschigen, inhaltsreichen Meristemgewebe (Textfig. 4), welches ausschließlich dem Längenwachstum des Blattes, beziehungsweise der Primärfiedern dient. Die

großen Emergenzen dürften wohl in diesem Falle die Funktion haben, infolge ihrer größeren Dicke das in der schmalen Basis enthaltene Bildungsgewebe zu schützen, etwa den Wasserdruck oder sonstige mechanische Eindrücke durch seitliches Ablenken von dem zarten Gewebe abzuhalten. Bereits die jüngsten Blätter zeigen diesen Bau (Taf. III, Fig. 2). Bevor noch die gewöhnlichen Emergenzen vollentwickelt sind (von den Fiedern ist noch keine Spur vorhanden), ist bereits die endständige Emergenz wohl ausgebildet. Infolge des Wachstums eines am Grunde der endständigen Emergenz befindlichen Gewebes vollzieht sich die Verlängerung des Blattes insofern ganz ähnlich wie infolge eines regelrechten Spitzenwachstums, als das meristematische Gewebe seitlich unterhalb der Endemergenz Höcker anlegt, die sich mit zunehmendem Alter zu Emergenzen ausbilden; geradeso, wie seitlich unterhalb eines Vegetationskegels durch einen ähnlichen Prozeß Blätter entstehen würden. Aus eben demselben Grunde ist es verständlich, daß der zentrale Gefäßstrang primär entsteht und bis zur Spitze des anzulegenden Laubblattes reicht, da er ja mit der schon vorhandenen Endemergenz in Verbindung steht. Bilden sich nun seitlich als Vorwölbungen die ersten Emergenzanlagen, so stehen diese durch unmittelbar vorher gebildete Stränge in Zusammenhang mit dem Zentralstrang. Diese Sekundärstränge zweigen also an einer Stelle des untersten Blattgrundes ab, zu einem Zeitpunkt, da das Blatt noch vollkommen unentwickelt ist. Sobald das junge Laubblatt an der Spitze weiterwächst, bilden sich neue Emergenzanlagen und es haben sich bereits die Sekundärstränge unabhängig vom Zentralstrang verlängert. Da dieser Vorgang sich so lange wiederholt, als neue Emergenzen gebildet werden, so findet man nirgends als an der tiefsten Stelle des Blattstielgrundes einen Zusammenhang des Zentralstranges mit den peripherisch angeordneten Sekundärsträngen. Daher ist es leicht erklärlich, daß der Zentralstrang und die peripherischen Leitstränge im Blattstiel und in der Blattspindel scheinbar unabhängig voneinander parallel laufen. Denn die Abzweigungsstellen der peripherischen Stränge liegen beim erwachsenen Blatte so tief im knolligen Stengel eingeschlossen, daß ein gutes Herauspräparieren zum Zwecke

der Untersuchung nicht leicht möglich ist; schon weil diese Teile durch nachträglichen Druck und Zug beim Heranwachsen der Pflanze derart gequetscht sind, daß man zu einem deutlichen Bild in jenem Zustand nicht gelangt.

Erst nachdem die Primäremergenzen eine gewisse Entwicklungsgröße erreicht haben, kommt es zur Ausbildung von Fiedern zwischen ihnen (Taf. II, Fig. 7).

Neben diesem intercalaren Endwachstum dürfte wohl das Blatt während seiner Entwicklung eine allgemeine Streckung in die Länge und in die Dicke durchzumachen haben; Beweis dessen, daß im Jugendzustand des Blattes Ring- und Schraubengefäße häufig zu beobachten sind, die schon beim halbausgewachsenen Blatte sehr gestreckt erscheinen. Im völlig erwachsenen Blatte (geradeso wie in der Wurzel) findet man an Stelle der Gefäße nur mehr Höhlungen, in denen hie und da ein Stück der Ringverdickung ohne jeden Zusammenhang übriggeblieben ist. Der Grund ist wohl darin zu suchen, daß infolge der Streckung die Wandungen zerrissen sind (schizogene Hohlräume), ein Vorgang, der bei vielen Pflanzen häufig ist. Meistens werden dann zum Zwecke der Wasserleitung sekundär aufs neue Tracheiden angelegt. Bei der Wasserpflanze *Hydrostachys* entfällt aber die Notwendigkeit, solche frisch zu bilden.

III. Stamm und wurzelbürtiger Sproß.

Jener Teil der Pflanze, von dem scheinbar wirr durch- und nebeneinander Wurzeln, junge und ältere Blätter nach allen Richtungen des Raumes ausstrahlen, ist der Stamm. Er ist sehr gestaucht, von eigenartig knolliger, unregelmäßiger Form, der bei besonders großen Pflanzen bis 1·5 *cm* dick und ebenso lang wird, gewöhnlich aber kleiner bleibt. Eine eigentliche Oberfläche ist im erwachsenen Zustande nicht vorhanden, da, wie gesagt, nach allen Seiten verschiedene Organe, dicht aneinander gedrängt, lückenlos von ihm ausgehen, deren Inserierungsstellen infolge der vollkommen homogen in das Stammgewebe übergehenden Struktur, nicht zu bestimmen sind. Nur an gewissen Stellen kann man eine bestimmte

Begrenzung des Stammes feststellen, nämlich an den Aufsitzflächen, wo der Stamm noch auf den Resten der alten Wurzel haftet. Darauf werde ich gleich ausführlicher zurückkommen. Im Jugendzustand sieht man wohl Begrenzungsflächen, wie weit sie aber dem Sproß angehören und wie weit es noch restliche Gewebsteile der Wurzel sind, aus der er entstanden, ist nicht ohneweiters zu ersehen (Taf. III, Fig. 5).

Gemäß der meist fehlenden eigentlichen Oberfläche kann natürlich von einem Hautgewebe keine Rede sein. Wo aber doch eine deutliche Begrenzung des Sprosses zu sehen ist, sind die Konturen durch verschrumpfte und zerquetschte Parenchymzellen begrenzt, die Fremdkörper, wie Schlamm, oft Diatomeenschalen u. ä. enthalten. Die Hauptmasse des Stammes besteht aus einem ähnlichen Grundgewebe wie die anderen Organe, das dieselben Inhaltsstoffe führt, vor allem viele Kalkoxalatdrusen, öfters Stärke und nur wenig Plasma. In das Parenchym ist der relativ mächtige Mestomstrang eingebettet; im Wesen besteht er aus den gleichen Elementen wie die Stränge der anderen Organe: Hadromteile, die stärker verholzt sind als im Blattstiel; auch hier sind Siebröhren nicht zu finden.

Am Grunde des Stammes befinden sich unregelmäßige, knollige Dauergewebe, die zum Teil mit dem Sproß verwachsen, zum Teil durch scharfe Begrenzungslinien und auch durch die in verschiedene Richtung aufgebauten Grundgewebsmassen geschieden sind. Die Natur dieser Körper ist nicht sofort zu erkennen, um so mehr, da immer schief angeschnittene Stereidenstücke am geschnittenen Objekt erscheinen, und wird erst dann klar, wenn man die Entwicklung des Sprosses untersucht hat. Dann ergibt sich, daß diese Massen, auf denen der Sproß aufsitzt, nichts anderes sind als die Reste einer ehemaligen Wurzel, die Stereiden nichts anderes als die Reste der mechanischen Elemente ebenderselben Wurzel. Durch Strömungsdruck des Wassers mögen die Stereiden gerissen und durch Verwachsen des umgebenden Grundgewebes dürften diese mechanischen Elemente inselartig erhalten geblieben sein. Der übrige Teil der Wurzel, sofern er nicht im festen Zusammenhang mit dem Sproß gestanden ist, ist längst ver-

schwunden. Dieser »Wurzelboden« fungiert als Unterlage des Sprosses am Substrat und bleibt mit diesem zeitlebens verbunden (Taf. III, Fig. 5, 7). Nach Art und Weise des Aufbaues der wurzelbürtigen Sprosse, die endogen der dem Substrat eng anliegenden Wurzel entspringen (Taf. III, Fig. 6), unterliegt es keinem Zweifel, daß diese knolligen Dauergewebe die Überreste der ursprünglichen Wurzel sind. Von dem Sprosse gehen nun nach der dem Substrat abgewendeten Seite Blattgebilde aus: zu äußerst Stielteile von erwachsenen Laubblättern, in der Mitte etwa befinden sich, von Nebenblättern eingeschlossen, die jüngsten Blattanlagen.

Die wurzelbürtigen Sprosse entstehen endogen in der Art von Seitenwurzeln, indem aus dem Leitbündel der Wurzel ungefähr im rechten Winkel ein Strang abzweigt (Taf. III, Fig. 7). Das Grundgewebe bildet dann über der Abzweigungsstelle an der Oberseite der Wurzel einen kleinen Höcker; zugleich bilden sich zwischen dem Grundgewebe des sich entwickelnden Sprosses und dem der Wurzel markante Begrenzungslinien aus, die zum Teil erhalten bleiben. Ganz junge Wurzelsprosse haben also die Gestalt eines Wulstes an der Oberseite der Wurzel und tragen oberseits kleine Blattorgane (Niederblätter [Taf. I, Fig. 4, Taf. III, Fig. 7]), die den Vegetationspunkt bogig einhüllen. Die Niederblätter, die noch keine Emergenzen tragen, bestehen aus zwei Lappen, wovon der gegen innen gelegene dem Nebenblatt, der äußere Lappen der Blattspreite entspricht. Ältere Stadien zeigen denselben Bau: der Wulst ist höher geworden, an Stelle der Niederblätter treten jetzt dei oben (p. 341) erwähnten Primärblätter, die wieder die jüngsten Anlagen umwölben. Über den sonstigen anatomischen Bau des Wurzelsprosses ist nicht viel zu sagen, da er vollkommen mit dem früher beschriebenen Bau des gestauchten Stammes übereinstimmt. Die wurzelbürtigen Sprosse sind überaus häufig; an jedem Exemplar gibt es immer einige Wurzeln, die solche Gebilde tragen, ja manche Wurzeln weisen gleich mehrere auf (Taf. I, Fig. 4). Da die wurzelbürtigen Sprosse von der horizontal dem Substrat anliegenden Wurzel ungefähr senkrecht nach oben abzweigen, so stehen sie von Anfang an aufrecht und es ist daher klar, daß Tulasne sie für

»sortes« und »stolones« hielt; sie haben ja einigermaßen Ähnlichkeit mit manchen Ausläufern. Die Stellen, wo die Wurzeln Sprosse tragen können, sind ganz unbestimmt; manchmal sind unmittelbar vor der Wurzelhaube Sproßanlagen, oft auch unmittelbar an der Ansatzstelle der Wurzel am Caulom zu finden. In letzterem Falle treten die Wurzelsprosse scheinbar seitwärts am Stamme hervor, öfters so nahe an das erwachsene Laubblatt gerückt, als würden sie dessen Achsel entspringen. Dadurch wird die Unübersichtlichkeit des Aufbaues noch mehr erhöht, da zwischen den wirr durch- und übereinander befindlichen Wurzeln Blätter scheinbar von der Seite des Stengels her entspringen, deren Ansatzstellen erst dann bemerkt werden, wenn alle Wurzeln entfernt sind.

Das im vorstehenden über den Stamm Gesagte bezieht sich nur auf wurzelbürtige Sprosse, da ich nur solche an meinem Material auffinden konnte. Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob bei der Keimung überhaupt ein primärer Sproß zur Entwicklung kommt.

IV. Wurzel.

Die von mir untersuchten Wurzeln gingen vom Stamm aus, hatten also den Charakter von Adventivwurzeln. Sie stehen mehr weniger horizontal von ihm ab, da sie an Steine angeschmiegt sind, und zeigen oft wurmartige Krümmungen; dadurch erhält die Gesamtheit der Wurzeln ein nestartiges Aussehen. Es sind walzliche Gebilde von 15 bis 20 *mm* Länge, etwa 4 *mm* Dicke an der Ansatzstelle. Gegen die Spitze zu tritt nur eine geringe Verjüngung ein, so daß die Wurzel dort noch immer 2 bis 3 *mm* dick ist. Ihre Oberfläche ist vollkommen glatt, abgesehen von den Erhöhungen, welche in Sproßbildungen ihre Ursache haben. Sie hat eine echte Wurzelhaube, die bei jungen Wurzeln vollkommen symmetrische Form besitzt, bei ausgewachsenen einseitig an der Oberfläche verlängert ist und eine Länge bis 4 *mm* erreicht (Taf. I, Fig. 4, Taf. II, Fig. 1 bis 5). Die Einseitigkeit entsteht durch eigentümliche Wachstumsverhältnisse, die ich gleich näher besprechen will.

Der anatomische Aufbau der Wurzel selbst bietet nichts besonders Ungewöhnliches. Der Zylinder der Wurzel ist ausgefüllt durch ein hier feinmaschigeres Grundgewebe als bei den Blättern und Stengeln. Von diesem Parenchym umgeben ist das Zentralleitbündel, das aus radiär gestellten Hadromelementen besteht. Besonders in der Wurzel treten die bereits erwähnten schizogenen Hohlräume auf. Siebteil konnte ich wieder nicht nachweisen. Im Grundgewebe zeigen sich wieder dieselben Inhaltskörper, Stärke und zahlreiche Kalkoxalatdrusen, die geradeso wie früher das Leitbündel besonders dicht als scheinbare Krystallscheide umgeben. Chlorophyllkörner kommen in der Wurzel nicht vor. Im meristematischen Gewebe der Wurzelspitze ist reichlich Plasma vorhanden, nicht aber Krystalldrusen, dagegen sind sie außerordentlich häufig in der Haube, besonders in dem Teile, der dem Calyptrogen am nächsten liegt (Textfig. 8). Ob die Drusen hier abgelagert werden, um durch die Haube als überflüssiges und lästiges Ausscheidungsprodukt am leichtesten entfernt werden zu können, oder ob sie als eine Art Schutzvorrichtung für das zarte Bildungsgewebe fungieren, kann ich kaum entscheiden. Gegen ersteres spricht der Umstand, daß die Drusen gegen den Rand der Haube zu, wo die abgestorbenen Zellen abgestoßen werden, gar nicht mehr anzutreffen sind. Im anderen Falle aber sind zwar die Krystalldrusen so groß, daß sie einzelne Zellen fast völlig ausfüllen und würden in der Gesamtheit, schon weil die meisten Zellen solche Drusen führen, als eine panzerähnliche Vorrichtung dienen; doch sind sie mit so spitzen Ecken und Kanten versehen, daß ihnen kaum die Zellwände widerstehen könnten.



Fig. 8.
Calyptrogen der Wurzelspitze.

Chlorophyll als Inhalskörper fehlt. Gerade dadurch unterscheidet sich die von mir untersuchte Pflanze von manchen Podostemonaceen (*Dicraea*-Arten u. a.), deren Wurzel als Assimilationsorgan dient. Bei *Hydrostachys natalensis* dient

die Wurzel einem Hauptzweck: zur Verankerung der Pflanze am Substrat. Deswegen sind auch eigene Haftorgane an der Wurzel selbst noch ausgebildet (Taf. II, Fig. 2 bis 4, Textfig. 9, 10). Die Wurzelhaube ist in der Gegend des Bildungsgewebes noch vollkommen symmetrisch, etwa stumpfkegelförmig, auf der Oberseite und Unterseite der Wurzel ist die Haube gleich dick (Taf. II, Fig. 5). Weiter weg von der Spitze ändert sich das rasch. Die Oberseite der Wurzelhaube nimmt nur allmählich

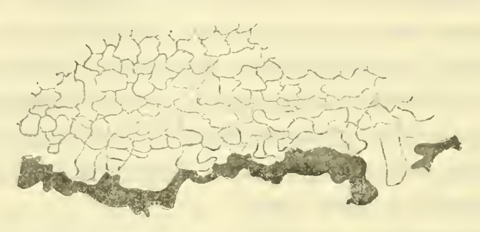


Fig. 9.

Wurzelhaube und Haare in der Entwicklung; Detail von Taf. II, Fig. 2.

an Dicke ab, die Unterseite wesentlich rascher. Im Gegensatz zur Oberseite besteht jene nur aus abgestorbenen, zerquetschten Zellen, die wie verfilzt durcheinandergeschoben aussehen.



Fig. 10.

Wurzelhaare nach Durchbrechung der Haube; Detail von Taf. III, Fig. 3.

Innerhalb der Haube sieht man nun aus der Rindenschichte des eigentlichen Wurzelkörpers Haare entstehen, die noch ganz klein sind (Taf. II, Fig. 2; Textfig. 9). Diese Haare entstehen nur auf der dem Substrat zugewendeten Seite. Sie werden rasch größer, durchbrechen bald die schon dünne Haube und erreichen schließlich eine relativ große Länge (etwa $^1/_6$ der

Wurzeldicke = fast $^1/_2$ *mm* [Taf. II, Fig. 3, 4; Textfig. 10]). Die Wurzelhaare sind einzellige, zylindrische Gebilde mit verhältnismäßig dicken Membranen, die oft gedreht und gebogen sind. Sie bestehen aus Zellulose; welchen Inhalt sie führen, oder ob sie wie echte Wurzelhaare, deren völligen Charakter sie zeigen, saure Abscheidung abgeben, konnte ich an dem fixierten Material nicht mehr nachweisen. Nachdem die Wurzelhaube von den Haaren durchbrochen ist, verschwindet sie überhaupt an der Unterseite, an der Oberseite der Wurzel bleibt sie noch ein ziemliches Stück erhalten. Dadurch erhält die Wurzelhaube das unsymmetrische Aussehen, was schon mit freiem Auge wahrzunehmen ist. Die Zone der Wurzelhaare ist ziemlich lang, zirka 5 *mm*, länger als die Wurzelhaube überhaupt. Daß die Haare als Haftorgane dienen, beweisen die zwischen und an ihnen haftenden Fremdkörper: Schlamm, Steinchen, Diatomeenschalen. Die Haftkraft muß recht beträchtlich sein, da beim Abheben der Pflanzen vom Substrat fast alle Haare abgerissen sind. Ihre Anzahl ist recht groß, da fast alle Oberhautzellen zu Haaren ausgestülpt sind.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. v. Wettstein, für die Zuweisung des Themas sowie für die vielfache Anregung und Ratschläge meinen aufrichtigsten und herzlichsten Dank abzustatten. Gleichzeitig möchte ich dem leider früh verstorbenen Herrn Assistenten Dr. Sommerstorff für seine liebenswürdige Unterstützung und Herrn Konservator Josef Brunnthaler für Überlassung des von ihm gesammelten Materials und für manche diesbezügliche Aufklärung meinen besten Dank aussprechen.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Erwachsenes kleines Exemplar von *Hydrostachys natalensis* mit zwei unausgebildeten Blättern. $^{3}/_{5}$ d. nat. Gr.

Fig. 2, 3. Wurzelbürtige Sprosse mit Primärblättern. Vergr. $^{3}/_{1}$.

Fig. 4. Wurzel, die drei Sproßanlagen trägt. $^{3}/_{1}$.

Fig. 5, 6. Emergenzen des Blattstiels etwa 1 *cm* unterhalb der Fiederung. $^{13}/_{1}$.

Fig. 7 bis 10. Emergenzen der Blattspindel. $^{13}/_{1}$.

Fig. 11 bis 13. Emergenzen der Blattfiedern. $^{13}/_{1}$.

Tafel II.

Fig. 1 bis 4. Querschnitte durch eine Wurzel samt Wurzelhaube (aus einer Serie). $^{50}/_{1}$.

Fig. 1. $^{3}/_{4}$ *mm* von der Spitze. Wurzelhaube noch intakt, an der Unterseite bereits dünner als an der Oberseite.

Fig. 2. Etwa 1 *mm* von der Spitze. Die Wurzelhaare an der Unterseite innerhalb der Haube bereits vorhanden, aber noch nicht ausgewachsen (Detail Textfig. 9).

Fig. 3. Der Schnitt 80 μ weiter von der Spitze entfernt als der von Fig. 2. Wurzelhaare haben bereits die Haube durchbrochen (Detail Textfig. 10).

Fig. 4. Schnitt etwa 4 *mm* von der Wurzelspitze. Haube nicht mehr vorhanden. Haare sehr zahlreich und voll von Fremdkörpern.

Fig. 5. Wurzelspitze längs median durchschnitten. $^{24}/_{1}$. (Detail Textfig. 8). Die Wurzelhaare sind, da sie beim Schneiden ausgerissen wurden, nicht sichtbar.

Fig. 6. Querschnitt eines Laubblattes am Fiederungsbeginn. $^{40}/_{1}$. Die Emergenzen einer Fieder sind quer, die Primäremergenzen der Blattspindel längs getroffen. Links oben ist die Abzweigung eines Emergenzleitbündels von einem peripherischen Strang sichtbar.

Fig. 7. Junges Blatt quer geschnitten. $^{50}/_{1}$. Primäremergenzen sind erwachsen, die Fiedern aber noch unentwickelt. Rechts oben ist die Abzweigung eines Fiederleitbündels vom Zentralstrang sichtbar.

Fig. 8. Querschnitt durch einen ausgewachsenen Blattstiel tief unterhalb der Fiederung. $^{20}/_{1}$.

Fig. 9. Längsschnitt durch einen ausgewachsenen Blattstiel tief unterhalb der Fiederung. $^{12 \cdot 5}/_{1}$. Die kegelförmigen Gebilde sind Emergenzen.

Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein junges Blatt. $^{24}/_{1}$. Große Endemergenz (Detail Textfig. 4). Seitenemergenzen bereits erwachsen, Fiedern noch in Ausbildung.

Fig. 2. Längsschnitt durch eine Blattanlage, die noch von den Nebenblättern umgeben ist. Seitenemergenzen noch unentwickelt, wohl aber die Endemergenz. $^{70}/_{1}$.

Fig. 3. Junges Blatt längsgeschnitten. $^{11}/_{1}$. Die Abzweigungen der Fiederstränge vom Zentralstrang sind unten, die der Emergenzstränge von peripherischen Strängen sind oben deutlich zu sehen. Mehrere große Endemergenzen an Fiedern; links unten eine stachelspitzige Emergenz.

Fig. 4. Querschnitt durch vier Blätter mit den zugehörigen Nebenblättern. $^{15}/_{1}$. Jüngste Blattanlage (in der Mitte) spiralig vom Nebenblattpaar des höheren Blattes (unten) umgeben (Schema Textfig. 1 bis 3). Dieses von den Nebenblättern des linken umhüllt, das letztere von den Nebenblättern des rechten (des ältesten) Blattes. In allen Blättern sind bereits die Leitbündel erkennbar. Die dunklen Flecken in dieser Figur (und auch in den übrigen) sind Kalkoxalatdrusen.

Fig. 5. Längsschnitt durch einen erwachsenen Stamm. $^{9}/_{1}$. Nach aufwärts zu Blätter. Links der Rest einer älteren Wurzel. Der Vegetationspunkt ist, da nicht median gelegen, nicht getroffen.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Wurzel mit rechtwinkelig abzweigendem, endogenem Sproß. $^{40}/_{1}$.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen wurzelbürtigen Sproß und zugleich durch die noch vorhandene Auflagerwurzel (links). $^{30}/_{1}$. Der Vegetationspunkt ist median getroffen. Niederblätter und die zugehörigen Nebenblattlappen hüllen ihn bogig ein.

Tafel IV.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein junges Blatt. $^{30}/_{1}$. Rechts und links je eine große Endemergenz der Fiedern. Abzweigung der Fiederstränge vom Zentralstrang.

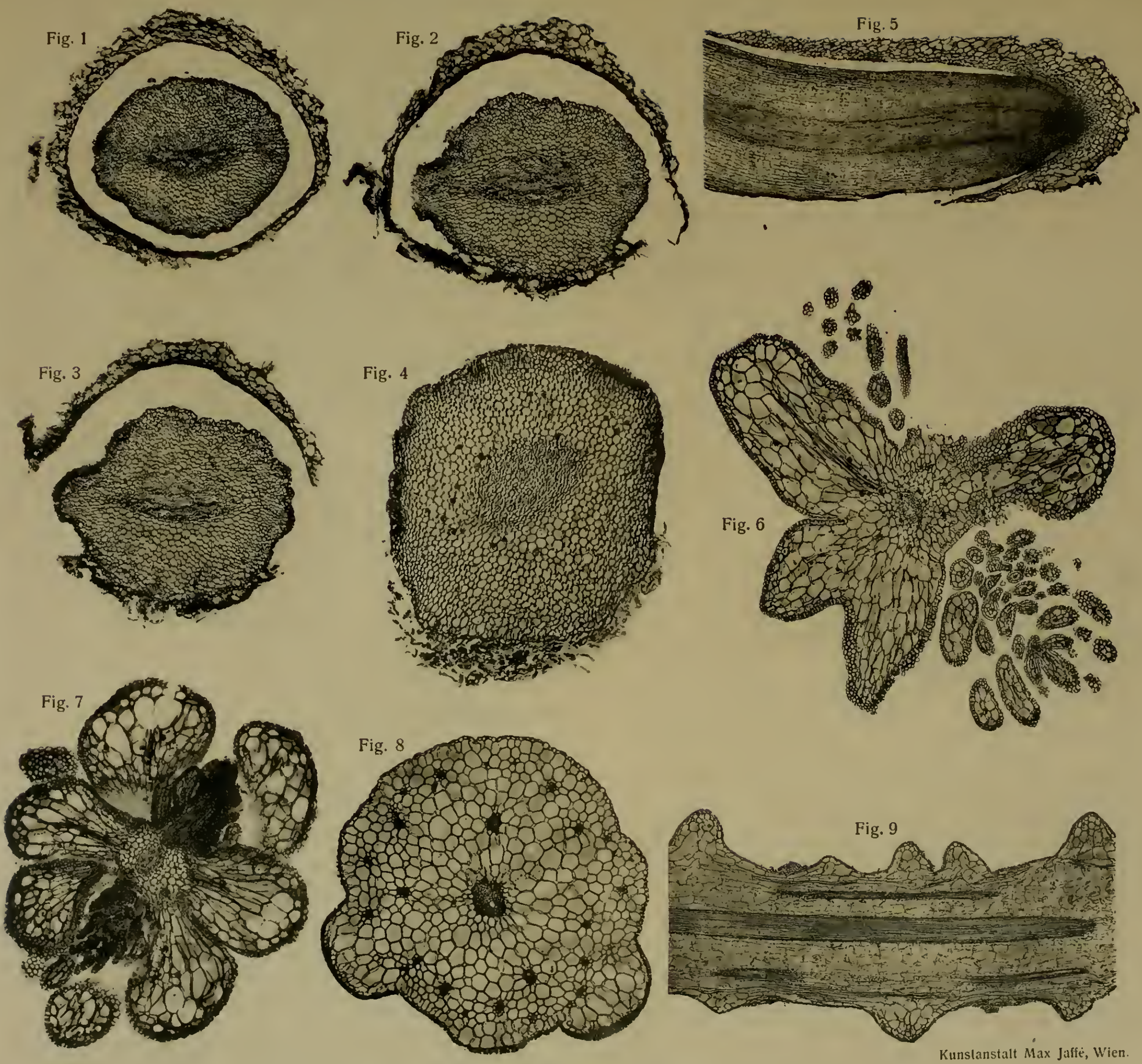
Fig. 2. Längsschnitt durch ein junges Blatt. $^{10}/_{1}$. In der Mitte und links stachelspitzige Emergenzen.





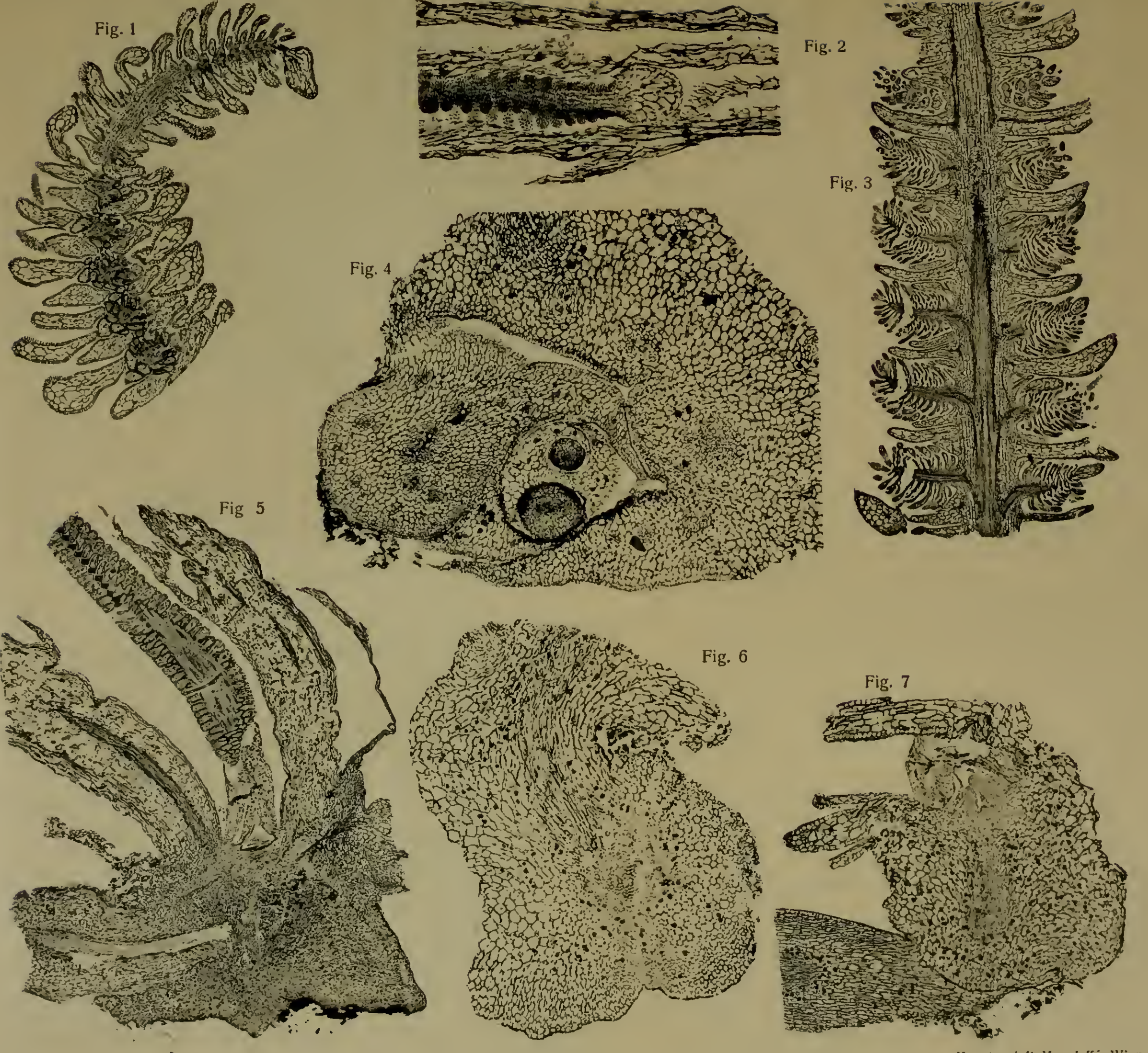
Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.





Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.





Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.



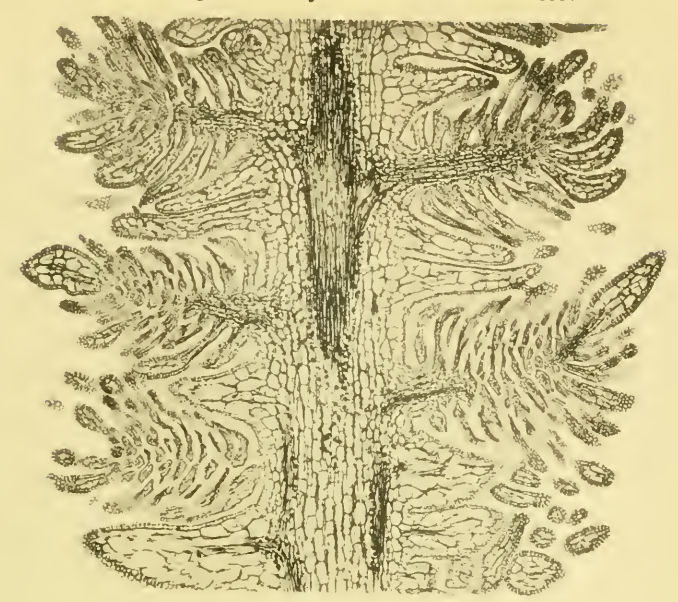


Fig. 1

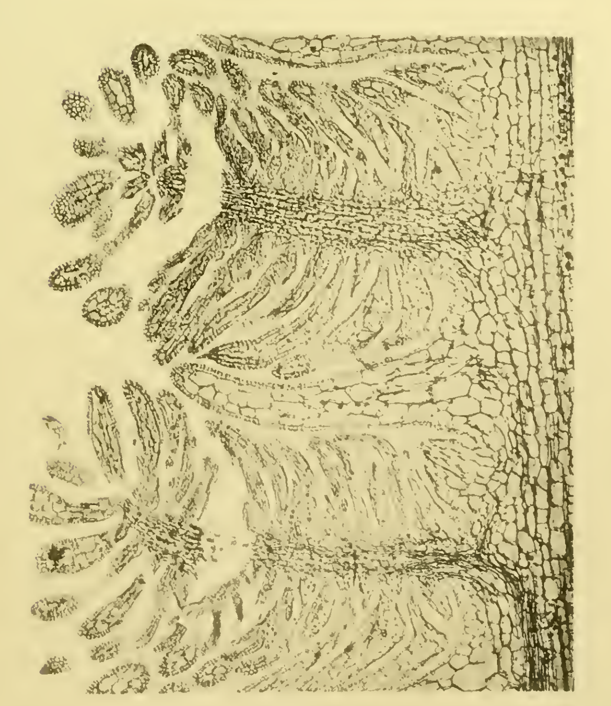


Fig. 2

Kunstanstalt Max Jaffé, Wien.